

Válasz Dr. Barta Zoltán bírálataira.

Köszönöm a bírálatot és a kérdéseket.

1. Kérdés:

A jelölt számos eredménye foglalkozik az állati csoportosulások kialakulásával, evolúciós hatásával. Ezen eredmények $n = 2$ fős csoportokra vonatkoznak. Mennyire általánosíthatók ezek az eredmények kettőnél több egyedből álló csoportokra? A kérdés két dolog miatt is érdekes. Egyrészt, az állati csoportosulások gyakran állnak kettőnél több egyedből. Másrészt, ha a csoport több egyedből áll, akkor a csaló, nem kooperatív egyedeknek több lehetőségük van „elbújni” a több kooperatív egyed „mögött”.

Tegyük fel hogy a segítség hatékony abban az értelemben, hogy a segítség kis kockázattal jár, de lényegesen megemeli a bajba jutott túlélési esélyét. A csoportok méretét a táplálék mennyisége és a predációs nyomás is befolyásolja. Tekintsünk a következő két esetet!

A) A csoportméret nem lehet tetszőlegesen nagy, és a predációs nyomás nagy: Például a kooperatív csoportban élő szurikáták legfeljebb 36 egyedet számláló csapatban élhetnek, de ha a csoport létszáma lecsökken 9 alá, akkor a csoport kipusztul [1]. A csoportra folyamatosan ragadozók lesnek. A kigyókkal valamint a ragadozó maradarakkal szemben hatékony a kooperatív védekezésük, és a kutyafélék a fő vadászaik.

Ha egy évet tekintünk, akkor a predációs nyomás most legalább két összetevőből áll. Egyrésztől hány támadást kell egy év alatt túlélnie egy egyednek, másrésztől az egyes támadások során mekkora egy egyed túlélési esélye. Ha minden nap, megjelenik legalább egy ragadozó, akkor még ha kicsi is a ragadozó sikerének esélye, az idő teltével a csoport mérete radikálisan csökkenhet, így nő annak az esélye, hogy egy adott egyedet megtámadjon a ragadozó. Végül is egy sikeres ragadozó támadás esetén a „csaló” csak egyetlen egyszer menekülhet meg egy adott társának halála árán. Ezzel szemben, egy altruista, ha viszonylag kis kockázattal tudja lényegesen megnövelni a megtámadott társának túlélési esélyét, akkor a következő támadás során kisebb eséllyel támadja meg az altruista egyedet is a ragadozó, hiszen várhatóan nagyobb a csoportjának mérete. Ez akkor is így van, ha a megmenetett társa „csaló”.

Érezhető, hogy van olyan paramétertartomány (adott csoportméret esetén, kellően nagy predációs nyomás és kellően hatékony altruista védekezés mellett), amikor csak a csoport fennmaradása biztosíthatja a csoporttagok túlélését. Ekkor az altruizmus evolúciósan sikeres stratégia kell, hogy legyen.

Úgy is fogalmazhatnánk, hogy ekkor az altruista segítség annak az ára, hogy az altruistát a társai pajzsként vegyék körül a következő ragadozó támadások során.

B) A csoport méret tetszőlegesen nagy lehet, és a predációs nyomás kicsiny. Ha a csoport például 10 ezer egyedet számlál, és ebből a csoportból egy év alatt a ragadozók csak 100 egyedet ejtenek el, akkor az altruista csak hátrányt és lényegében semmilyen előnyt nem könyvelhet el.

A fenti intuitív okoskodás alapján megfogalmazható a következő, még nyitott sejtés: Ha a csoportméret nem túl nagy, viszont a predációs nyomás kellően nagy, és az altruista segítség hatékony, akkor az altruizmus evolúciósan sikeres (azaz elterjed és stabilis is).

2. Kérdés:

Mennyiben különbözik a 2. és a 4. tézis eredménye? Ha jól értem, mind kettőben a típusok közötti kölcsönhatás gyakorisága változik meg és generál (nyilván más mechanizmusok által) egy pozitív kapcsoltságot (pl. Fletcher és Doebeli, 2009, Proc. R. Soc), aminek következménye a kooperatív megoldás.

Igen, ez pontosan így van. A két tézis között a motivációban van azonban egy lényeges különbség.

A 2. tézisem az általam ismert legegyszerűbb eset arra, hogy ha kellően sokszor ismétlődik a mátrixjáték azonos fenotípusú egyedek között, akkor a darwini el nem özönölhetőségi elvből *nem a játékelméleti megoldás* származik, hanem a fenotípus fitneszének *optimalizációja* adódik.

A 4. tézis az időkénszerekre vonatkozik, és lényegében az ökológiában ismert Holling-féle funkcionális válaszfüggvényeken alapuló, új játékosztály vizsgálatából adódó eredmény. Itt a célom az volt, hogy az ökológiai és az evolúciós játékelmélet között tovább erősítsem a kapcsolatot.

3. Kérdés:

Az 5. tézis tárgyalása során bevezetett többszörös túlélési játék mennyire különbözik az ismételt, *iterated*, játékoktól?

Az iterált játékok esetén ugyanaz a játék tetszőlegesen sokszor megismételhető mindenfajta megkötés nélkül. Ezzel szemben, a túlélő játékok esetén, az egyik játékos halálával megváltozik a játék, és nem csak a játékosok száma, de a kifizetések is. (Itt elég csak arra gondolni, hogy kisebb csoportban nagyobb valószínűséggel lesz célpont egy egyed.)

Egy alapvető különbség a játékok jóslatában a következő: Ismert, hogy iterált játékok körében az altruizmus (és a kooperáció is) nehezen származtatható, lásd rabok dilemmájának irodalma. Én azt mutattam meg, hogy túlélési játékok keretében az altruizmus és a kooperáció „életszerű” feltételek mellett nem csak elterjed, de evolúciósan fixálódik is.

4. Kérdés:

A viselkedésokológia egyik fontos problémája az olyan kölcsönhatások modellezése, amikor a játékosok valós időben egyezkednek (*negotiation games*, ld. McNamara et al., 1999, Nature). Például, mikor két szülő „egyezkedik” azon, hogy melyik mennyi táplálékot hordjon a fiókáknak. A jelölt véleménye szerint mennyire lehet alkalmas a 10. tételben használt játékdinamikai megközelítés az ilyen jellegű viselkedési problémák, játszmák vizsgálatára?

Két választ is szeretnék adni erre a kérdésre:

Általában: Teljesen biztos, hogy ez a kérdéskör is vizsgálható olyan dinamikai modellel, amely ötvözi a játékdinamikát (amely az egyedek időbeli reakcióját írja le) a populáció összetételét leíró replikátor jellegű dinamikával, hiszen ez egy általános módszere az evolúciós modellezésnek.

Ciklikus viselkedés lehetőségéről egyezkedésszerű szülői gondoskodás esetén: E kérdésben probléma vizsgálatakor a következőket lehetne figyelembe venni: a) A kölcsönhatás nem kevert. b) A szülői gondoskodás csökkentheti szülők túlélési rátáját. c) Itt is szerepet játszhatnak az időkénszerek, pl. ha a táplálékhiány rövidíti az utódok fejlődési idejét. d) Csak szexuális szaporodás esetén van két szülő, így populációgenetikai modell is kívánatos lehet. e) A két szülő közötti információcserét szekvenciális vagy extenzív formában [2] megadott, esetleg állapotfüggő játékkal [3] írhatnánk le.

Az a)-d) részproblémákat kezelő modellek általában nem lineárisak. Másoldalról, az „erősen” nemlineáris differenciálegyenletek körében gyakran tekinthető a ciklikus viselkedés. Ezért nem zárható ki, hogy itt is lehet ciklikus viselkedés. Azonban e kérdés kellően alapos vizsgálata igen nagy munka (én több évre becsülöm, ráadásul több terület szakértőit is igényli), ezért a viselkedési ciklusok létezését ebben a konkrét esetben biztosan nem állíthatom, de valószínűnek tartom.

Végezetül, az értekezésben talált 9 db. elírás javasolt javítását köszönettel elfogadom.

[1] Clutton-Brock, T.H., Gaynor, D., McIlrath, G.M., Maccoll, A.D.C., Kinsky, R., Chadwick, P., Manser, M., Skinner, J.D., Brotherton, P.N.M., 1999a. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. J. Anim. Ecol. 68, 672–683.

[2] R. Cressman. "Evolutionary Dynamics and Extensive Form Games." MIT Press (2003).

[3] Webb, J.N., Houston, A.I., McNamara, J.M., Székely, T.S. 1999 Multiple patterns of parental care. Anim. Behav. 58, 983-993.

Budapest, 2020 november 1



Garay József